Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zur Phylogenie der Hexapoden

(vorläufige Mitteilung)

von

Anton Handlirsch.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 22. Oktober 1903.)

Das Streben nach einem auf phylogenetischer Basis aufgebauten, also natürlichen System der Hexapoden hat in den letzten vier Dezennien eine Fülle mehr oder minder beachtenswerter Publikationen hervorgebracht, die sich gegenseitig in so hohem Grade widersprechen, daß man die diesbezüglichen Fragen noch keineswegs als gelöst betrachten und bisher weder von einer allgemein gebräuchlichen Einteilung noch von einem halbwegs unanfechtbaren Stammbaum sprechen kann.

Warum unter bedeutenden und von den gleichen darwinistischen Grundideen durchdrungenen Fachzoologen noch immer so tiefgehende Meinungsverschiedenheiten herrschen, ist unschwer zu erkennen. In erster Linie trägt wohl auch hier, wie an so vielen Gebrechen der Zoologie und der Naturwissenschaften überhaupt, die übergroße Spaltung nach Forschungsrichtungen und die immer weiter gehende Spezialisierung auf systematischem Gebiete bei, denn auf diese Weise entstanden die einseitigen sogenannten embryologischen, anatomischen, morphologischen oder biologischen Systeme. Viele Autoren vergaßen eben ganz, daß es für die Feststellung der Beziehungen, welche zwischen den einzelnen Formengruppen herrschen, doch nicht genügt, nur die Flügel oder nur die Ovarien oder nur die embryonalen Vorgänge zu vergleichen,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sondern den gesamten fertigen Organismus und dessen vollständige ontogenetische Entwicklung. Auch bemerken wir, daß viele Forscher gerade diejenige Form, welche ihnen oft nur ein Zufall zur näheren Untersuchung auslieferte, als die ursprünglichste betrachteten und es gleich versuchten, von ihr viele oder gar alle anderen Hexapoden abzuleiten. Eine zweite Ursache der vielen Irrtümer liegt wohl in der zu geringen Beachtung der Konvergenzerscheinungen respektive der heterophyletischen Entstehung gewisser Bildungen. Man bemühte sich im allgemeinen viel zu wenig, den phylogenetischen Wert der Charaktere abzuschätzen und sich darüber Rechenschaft zu geben, welche Merkmale innerhalb einer bestimmten Formengruppe (z. B. einer Ordnung) als ererbte oder primäre und welche als erworbene oder sekundäre zu betrachten sind. Auch wäre zu berücksichtigen, ob ein Merkmal positiv oder negativ, ferner ob es absolut oder relativ ist. Im allgemeinen legte man viel zu wenig Wert auf die ganze in einer Verwandtschaftsgruppe herrschende Entwicklungsrichtung. Schließlich muß auch noch hervorgehoben werden, daß die fossilen Formen in der höheren Systematik der Hexapoden bisher fast gar nicht oder in ganz unrichtiger Weise verwendet wurden, was seine Erklärung in den desolaten Zuständen findet, welche bisher auf diesem Zweige der Paläontologie herrschten.

Dank einer Unterstützung von Seite der hohen Akademie wurde es mir ermöglicht, durch eine gründliche Revision der paläozoischen und mesozoischen Hexapoden Resultate zu erzielen, geeignet, die phylogenetische Forschung wesentlich zu beeinflussen. Es gelang mir nicht nur, das erste Auftreten der meisten heute noch bestehenden Gruppen festzustellen, eine in den devonischen und carbonischen Schichten verbreitete Gruppe — die *Paläodictyoptera* — schärfer zu präzisieren und als Ausgangspunkt für alle älteren Ordnungen der geflügelten Hexapoden zu erkennen, sondern auch eine Reihe von Schalttypen zwischen heute scharf getrennten Formenreihen aufzufinden.

Meine diesbezüglichen Arbeiten sind dem Abschlusse nahe und werden gemeinsam mit den morphologischen Unter-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

suchungen an rezenten Formen in einer größeren Publikation niedergelegt werden, welche auch die eingehende Kritik aller bisher veröffentlichten Systeme und die möglichst genaue Beschreibung der höheren Gruppen enthalten wird. Als vorläufige Mitteilung soll hier nur in Kürze angedeutet werden, inwiefern meine Arbeit die Annahmen meiner Vorgänger bestätigen oder bekämpfen wird.

Bevor ich nun auf die Besprechung der einzelnen systematischen Kategorien eingehe, muß ich mich darüber aussprechen, wie ich die wichtigsten, bisher als Basis für phylogenetische Schlußfolgerungen benützten biologischen und morphologischen Charaktere beurteile, welche Zustände ich für ererbte (primäre) und welche für erworbene (sekundäre) halte.

Des leichteren Verständnisses halber beginne ich mit der Ontogenie, welche in zwei von den Autoren meist scharf getrennte Zweige zerfällt, je nachdem, ob sich die betreffenden Vorgänge im Ei oder erst nach dem Verlassen desselben abspielen. Tatsächlich ist die Grenze aber eine sehr unsichere, denn es verlassen viele Formen ihre Eier in einem viel primitiveren Zustande als andere oder anders ausgedrückt: es fällt die Entwicklung gewisser Organe nicht bei allen Hexapoden in dieselbe Zeit, so daß manche Körperteile (Beine etc.) einmal schon im Ei, ein andermal erst bei der letzten Häutung der Larve plötzlich gebildet werden, ja oft infolge der vorauseilenden Entwicklung der Sexualorgane gar nicht mehr zur Ausbildung gelangen. Auch sind hinlänglich Fälle bekannt, in denen die jungen Tiere nach dem Verlassen des Eies eine Rückbildung gewisser Organe erfahren, die dann erst in einem späteren Stadium neuerlich aufgebaut werden. Wir sehen aus diesen Andeutungen bereits, wie mannigfache Bilder uns die gesamte Ontogenie der Insekten bieten kann, denn ebenso verschieden wie die postembryonale ist auch die embryonale Entwicklung. Bereits die ersten Phasen der Furchung lassen zwei Haupttypen unterscheiden: die in eine superfizielle übergehende totale und die von Anfang an superfizielle. Die erstgenannte Type findet sich bei den Collembolen und bei

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Campodea, während die zweite allen anderen Hexapoden zukommt. Im Zusammenhange damit kommen die bei allen anderen Formen auftretenden Embryonalhüllen Amnion und Serosa bei den Collembolen und bei *Campodea* nicht zur Ausbildung. Viele Unterschiede bieten die Anlage des Keimstreifes, dessen Lage und die Umrollungsvorgänge etc., doch finden sich zwischen allen bisher aufgestellten Typen Übergänge, so daß es unmöglich erscheint, nach diesen Merkmalen Grenzen zwischen systematischen Gruppen zu ziehen. Immerhin kann man jedoch von ursprünglicheren und höheren Bildungen sprechen. Nachdem die verschiedenen Typen in zweifellos monophyletischen Hexapodengruppen vorkommen, handelt es sich wohl auch hier vielfach um Konvergenzerscheinungen.

Wenden wir uns nun zu den postembryonalen Vorgängen, welche seit langer Zeit in der Systematik eine große Rolle spielen und viel Anlaß zu Kontroversen gegeben haben, so sehen wir auch hier eine Fülle von Abstufungen einerseits zwischen der ganz allmählichen schrittweisen Fortbildung der Organe, Ametabolie genannt, und der Holometabolie anderseits, worunter man jene Fälle zusammenfaßte, bei welchen die Larven auf einer mehr oder minder unvollkommenen Stufe verharren, um dann in kurzer Zeit während eines Ruhestadiums, in welchem sich mehr oder minder ausgedehnte histolytische Vorgänge beziehungsweise Neubildungen von Organen abspielen, die definitive Gestalt anzunehmen. Außerdem wurde noch ein dritter Typus unterschieden und als Hemimetabolie bezeichnet. Er bezieht sich auf jene Formen der Ametabolen, deren Larven irgendwelche provisorischen Organe besitzen, ist also ein rein empirischer Begriff. Daß die Ametabolie, bei welcher zwischen Imago und Larve der geringste Unterschied ist, den primären Typus darstellt, wird nicht mehr bezweifelt und es handelt sich nun in erster Linie darum, wie die Holometabolie abzuleiten ist: monophyletisch oder heterophyletisch. Wie schon Brauer in seinen klassischen Arbeiten hervorgehoben hat, können wir die Ordnungen in der Regel nicht durch die Larvenformen charakterisieren, sondern nur die Familien, weil sich eben in vielen Ordnungen ähnliche Larventypen wiederholen, z. B. die sechsbeinigen Campodeoiden, vielbeinigen Raupen und fußlosen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Maden u. s. w. Von Brauer und nach ihm von den meisten Autoren wurde der campodeoide Typus als der primäre betrachtet und erst in neuester Zeit versuchte Lameere durch Aufstellung einer eigentümlichen Theorie über die Entstehung der Metamorphosen eine andere Ansicht zu verbreiten. Nach dieser Theorie wären die Holometabolen monophyletisch auf dem Wege entstanden, daß eine holzbohrende Corrodentienform die Entwicklung der Flügelscheiden, welche bei einer derartigen Lebensweise hinderlich waren, auf ein späteres Stadium verlegte. Auf diese Weise soll nun das erste Neuropteron entstanden sein, dessen Larve im Holze lebte und von diesem Neuropteron seien dann alle Holometabolen abzuleiten; die primäre Metabolenlarve sei daher die »eruciforme«. Wie hinfällig diese ganze Theorie ist, ergibt sich schon aus dem Umstande, daß die holzbewohnenden »Corrodentien«, die Termiten, ihre Flügelscheiden noch bis heute behalten haben, daß es ferner gerade unter den Neuropteren keine Holzbohrer gibt und daß die Holzbohrer unter den Coleopteren, Dipteren und Lepidopteren keineswegs zu den tiefststehenden Formen dieser Gruppen gehören.

Als primäre Larven müssen wir jedenfalls diejenigen auffassen, welche einen gesonderten Kopf und Thorax, Augen, freie, zum Kauen geeignete Kiefer mit Tastern, Fühler, sechs thorakale gegliederte Beine und als Tracheenkiemen oder Beine dienende modifizierte Extremitäten des Hinterleibes und Cerci besitzen. Solche Larven, die man thysanuroide nennen könnte, finden sich in verschiedener Modifikation tatsächlich in fast allen Hauptgruppen der Hexapoden, gleichviel ob sie zu den Ametabolen oder Holometabolen gehören, z. B. bei Ephemeriden, Sialoiden, Coleopteren, Hymenopteren, Panorpaten. Nachdem wir aber diese letzteren Ordnungen aus später zu erörternden Gründen nicht voneinander und auch nicht gemeinsam von einer Ametabolenform ableiten können, bleibt uns kein anderer Weg, als die Annahme einer heterophyletischen Entwicklung der Holometabolie, welche Ansicht ja auch schon von Brauer ausgesprochen wurde. Für unsere Auffassung spricht auch das Ergebnis der Paläontologie: In der paläozoischen Zeit finden sich nur Formen, die wir zu den Ametabolen rechnen müssen,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in der mesozoischen dagegen tauchen dann gleichzeitig verschiedene Metabolentypen auf und es ist auffallend, daß dieses Ereignis gerade mit gewaltigen klimatischen Änderungen zusammenfällt, nämlich mit der von vielen Geologen angenommenen permischen Eiszeit der südlichen Hemisphäre und der Ablösung des gleichmäßig warmen und feuchten Carbonklimas durch Wüstenklima und Kälte.

Die von der primären thysanuroiden Larvenform abzuleitenden anderen oder sekundären Larvenformen verdanken ihre Gestalt fast ausnahmslos einer mehr oder weniger weitgehenden Reduktion verschiedener Organe; sie sind heterophyletisch entstanden, also als Konvergenzerscheinungen zu deuten und haben für die Phylogenie keine hohe Bedeutung. Wir werden auch später sehen, daß die sogenannte »höhere« Entwicklung bei den Hexapoden fast immer nur auf Modifikationen vorhandener Organe oder auf dem Verlust derselben beruht und nur selten auf Neuerwerbungen.

Wie die neuesten Untersuchungen übereinstimmend festgestellt haben, werden im Embryo 5 Kopfsegmente, 8 thorakale und, abgesehen von den Collembolen, fast immer 11 abdominale Segmente nebst einem Telson angelegt und wir müssen daher diese Zahl als die primäre annehmen; ebenso primär ist die Sonderung der drei Regionen des Körpers. Bei Collembolen werden (nach Uzel) außer dem Telson nur 6 Abdominalsegmente angelegt, bei Machilis und Lepisma dagegen die normale Zahl. Später erfolgen dann Reduktionen durch Atrophie oder durch Verschmelzung.

Bei allen untersuchten Formen werden, abgesehen von den Fühlern, nur an drei Kopfsegmenten den Beinen gleichwertige Extremitäten angelegt, aus denen die Mundteile hervorgehen, bei *Campodea* und bei den Collembolen dagegen (nach Uzel) an vier Segmenten. Abdominale Extremitäten werden bei den Collembolen nur auf dem 1., 3. und 4. (oder 5.?) Segmente, bei den anderen Insekten auch auf den meisten anderen Ringen angelegt. Bei den Thysanuren und vielen Larvenformen gehen dann aus diesen Extremitäten teils lokomotorische, teils respiratorische Organe hervor, in den meisten Fällen werden sie jedoch rückgebildet. Das 11. Segment dagegen trägt den

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Fühlern analoge Anhänge, die Cerci, welche bei fast allen tieferstehenden Insektengruppen persistent sind. Sehr häufig sind auch noch die Cerci erhalten, wenn das entsprechende Segment und selbst wenn das vorhergehende bereits eine weitgehende Rückbildung erfahren hat.

In neuester Zeit hat Verhoeff wieder den Versuch gemacht, diese durch mühevolle Arbeiten von Heymons und anderen festgestellten Tatsachen zu widerlegen, indem er bei Forficuliden die Existenz von 13 Segmenten behauptet. Wie ich mich aber durch sorgfältige Nachprüfung überzeugt habe, beruht Verhoeff's Annahme jedoch auf einer Täuschung, denn jene Platten, welche er als Tergit 11 und 12 bezeichnet, sind nicht getrennt und bilden nur eine einzige nach unten umgeschlagene, an der Beugungsstelle kantenartig verdickte Platte. Was Verhoeff als Segment 13 bezeichnet, ist demnach doch nur das Segment 12. Für ebenso mißglückt halte ich die in derselben Publikation neuerdings versuchte Deutung der Cerci als Anhänge des 10. Segmentes. Verhoeff selbst erklärt, daß die Brückenmuskeln von einem Segmente zum anderen ziehen und schließt trotzdem aus dem Umstande, daß jene des 10. Segmentes in die Cerci gehen, auf eine Zugehörigkeit dieser Anhänge zum 10. Ringe. Forficuliden sind übrigens hochspezialisierte Formen und eignen sich daher nur schlecht für solche Untersuchungen; hätte Verhoeff die Verhältnisse bei den Ephemeriden untersucht, so zweifle ich nicht, daß auch er die Cerci dem 11. Segmente zugezählt hätte, denn hier finden wir noch gut erhaltene Teile dieses Segmentes.

Aus dem Gesagten ergibt sich also wieder, daß die höhere Entwicklung mit Rückbildungen und Verlusten von Segmenten und Extremitäten verbunden ist. Solche Verluste wiederholen sich in allen Verwandtschaftsreihen und sind demnach Konvergenzerscheinungen.

Es wird heute wohl nicht mehr an der zuerst von Brauer und dann von vielen jüngeren Forschern festgestellten Tatsache gezweifelt, daß die Hexapoden in zwei Hauptgruppen zerfallen, von denen die eine als primär ungeflügelt, die andere als geflügelt oder sekundär ungeflügelt zu betrachten ist. Die neueren Forschungen von Adolph, Redtenbacher, besonders

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

aber von Comstock und Needham haben wohl in unwiderleglich klarer Weise gezeigt, daß die Flügel aller Insekten homolog sind, daß sie aus Imaginalscheiben entstehen, welche sich früher oder später sackartig ausstülpen. In diese Säcke wachsen dann zwei starke, an getrennten Stellen des Tracheensystems entspringende Tracheenäste hinein, deren Verzweigungen von den genannten Autoren auf ein allen Ordnungen gemeinsames Grundschema zurückgeführt werden. Längs dieser Tracheen erfolgt dann bekanntlich eine stärkere Chitinausscheidung, wodurch die Entstehung der sogenannten Flügeladern oder Rippen gegeben ist. Als ursprünglich ist das Vorhandensein von vier gleichen häutigen Flügeln zu betrachten, welche sich unabhängig voneinander bewegten, deren Hauptadern sich etwa nach dem oben genannten Schema verzweigten, während die Zwischenräume durch ein ziemlich unregelmäßiges Netzwerk feinerer, sogenannter Queradern, ausgefüllt waren. Alle anderen an den Flügeln auftretenden Charaktere, wie die regelmäßige Anordnung gewisser Queradern, die Vergrößerung der Hinterflügel zu einem sogenannten Fächer, die Umwandlung der Vorderflügel zu sogenannten Flügeldecken, das Auftreten von Gelenkfalten und Haftapparaten sowie die Spezialisierung des Geäders durch Ausfall der Queradern und Rückbildung oder Verschmelzung von Längsadern ganz so wie die Rückbildung eines oder beider Flügelpaare wiederholen sich in den verschiedensten Verwandtschaftsreihen, sind also auch Konvergenzerscheinungen.

Sehr auffallend tritt auch bei den Flugorganen die Tatsache hervor, daß die höhere Entwicklung vorwiegend mit Reduktionen verbunden ist; zweiflügelige oder sekundär ungeflügelte Formen sind Endglieder und können nicht als Ausgangspunkt für normalflügelige angesehen werden.

Die hier angedeuteten Tatsachen scheinen mir geeignet, eine Theorie hinfällig zu machen, welche D. Sharp aufgestellt hat und wonach die Insekten in Exopterygoten und Endopterygoten zu trennen wären, je nachdem sich die Flügel gleich äußerlich oder zuerst im Innern des Körpers anlegen, um sich erst bei der letzten Häutung auszustülpen. Die Endopterygoten seien nicht direkt von Exopterygoten abzuleiten,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sondern nur durch Vermittlung sekundär ungeflügelter Formen, der »Anapterygoten«, zu welchen die Mellophagen, Anopluren und Siphonapteren gehören. Es werden also hier durch parasitische Lebensweise hochspezialisierte Typen zum Ausgangspunkte für alle Holometabolen gemacht, ganz ohne Rücksicht auf alle Ergebnisse der morphologischen, biologischen und namentlich auch der paläontologischen Forschung; es werden die Parasiten der Warmblüter als Vorfahren von Formen erklärt, die schon existierten, als es noch gar keine Warmblüter gab!

Die Paläontologie ist es auch, welche meine Ansichten über die Flügel und deren Geäder in glänzender Weise bestätigt, denn die ältesten fossilen Pterygogenen stimmen ganz auffallend mit dem oben skizzierten Grundtypus der Flügel überein und alle hochspezialisierten Typen treten erst in verhältnismäßig später Zeit auf.

Wenden wir uns nun den inneren Organen zu, so sind es in erster Linie die Malpighischen Gefäße, welche eine Besprechung erfordern. Paul Mayer und mit ihm die meisten neueren Autoren betrachten die Vier- beziehungsweise Sechszahl für den primären Zustand. Diese Annahme entstand durch die seither bereits als irrig erkannte Homologisierung der Harngefäße, Stigmen und Speicheldrüsen mit Segmentalorganen (Nephridien) und wurde durch die Tatsache bestätigt, daß bei Thysanuren nur eine geringe Zahl vorhanden ist, daß ferner die Harngefäße nicht gleichzeitig entstehen, sondern erst während der ontogenischen Entwicklung an Zahl zunehmen, so daß z. B. die jungen Blattiden weniger haben als die erwachsenen Tiere. Für die Thysanuren und für die Insektenlarven mag denn auch die Oligonephrie der primäre Zustand sein, für die Imagines der *Pterygogenea* dagegen müssen wir aus folgenden Gründen die Polynephrie als den primären Zustand annehmen:

1. Sind alle im übrigen auf primitiver Organisationsstufe stehenden Pterygogenen (Ephemeren, Odonaten, Perliden, Orthopteren etc.) *Polynephria,* dagegen alle hochspezialisierten Formen wie Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren etc. *Oligonephria.*

2. Wenn innerhalb einer Gruppe beide Typen auftreten, so sind die tieferstehenden Formen *Polynephria,* die höheren

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Oligonephria, wie es bei den Hymenopteren der Fall ist, wo sich gerade parasitische kleine Ichneumoniden und die hochspezialisierten Myrmiciden durch wenig Harngefäße auszeichnen, während die Tenthrediniden typische *Polynephria* sind.

3. Finden wir in der paläozoischen Zeit zuerst nur Formen, welche mit den heute lebenden Polynephrien nahe verwandt sind, während oligonephre Formen erst im Perm und in der mesozoischen Periode auftreten.

Die Annahme der Oligonephrie als primären Zustand bei den Pterygogenen ist es, welche Paul Mayer zur Aufstellung eines ganz verfehlten Stammbaumes verleitete und deshalb mußte die Sache hier näher erörtert werden. Selbstverständlich muß man auch die Reduktion der Harngefäße in den verschiedenen Verwandtschaftsreihen als Konvergenzerscheinung betrachten. Als Konvergenz ist ferner auch die Konzentration des Nervensystems in den verschiedenen Gruppen zu betrachten, ebenso die höhere Spezialisierung der Ovarien. Zu diesem letzten Punkte möchte ich nur bemerken, daß als primärer Typus jedenfalls der panoistische (holoistische) zu deuten ist, von welchem beide Haupttypen des meroistischen, der telotrophe und der polytrophe getrennt abzuleiten sind. Sowohl der telotrophe als der polytrophe Typus zeigt mannigfache Grade der Ausbildung und ist durch Übergangsformen mit dem Urtypus verbunden. Als ursprünglich sind die paarigen, mit einer mäßig großen Zahl unilateral angeordneter Eiröhren versehenen Ovarien anzusehen, mit einem einheitlichen, unpaaren, ectodermalen Ausführungsgang und als Konvergenz das Auftreten der anderen Typen in den verschiedensten Gruppen. Paarige Ausführungsgänge der Genitalien sind auf eine Rückbildung der ectodermalen Einstülpung zurückzuführen.

Von den hier erörterten Grundsätzen ausgehend, komme ich nun zu folgender Einteilung der Insekten.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

I. Klasse. **Collembola** (Lubbock) m.

1. Ordnung. **Arthropleona** (Börner) m.
(Aphoruridae, Achorutidae, Entomobryidae).

2. Ordnung. **Symphypleona** (Börner) m.
(Smynthuridae, Megalothoracidae) m.

Die allgemein verbreitete Annahme, wonach die Collembolen durch Vermittlung von *Campodea* von den Thysanuren abzuleiten wären, scheint mir nicht zutreffend, weil manche Charaktere der Collembolen auf einer viel tieferen Stufe stehen, während andere Momente allerdings auf eine weit höhere Spezialisierung hindeuten. Zu ersteren gehört z. B. das gar nicht oder in ganz anderer Weise entwickelte Tracheensystem, zu letzteren die starke Differenzierung der Körpersegmente. Die Unterschiede zwischen den Collembolen und den übrigen Hexapoden erscheinen mir mindestens ebenso bedeutend wie jene zwischen Myriopoden und Thysanuren, so daß ich die Aufstellung einer eigenen Klasse für vollkommen begründet halte. Vermutlich haben die Collembollen und Campodeoiden gemeinsame Vorfahren.

II. Klasse. **Campodeoidea** m.

1. Ordnung. **Dicellura** (Haliday) m. *(Japygidae).*

2. Ordnung. **Rhabdura** (Silvestri) m. *(Campodeidae).*

Wie oben erwähnt, dürfte es kaum möglich sein, die Campodeoiden von Collembolen abzuleiten. Ebenso unannehmbar scheint mir aber auch eine Ableitung von Thysanuren, welche in vieler Beziehung höher organisiert sind. Dieser Umstand zeigt sich sowohl in der Bildung der Mundteile als auch in der Eientwicklung.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

III. Klasse. **Thysanura** (Latr.) m.

1. Ordnung. **Machiloidea** m.

2. Ordnung. **Lepismoidea** m.

Ich glaube nicht, daß diese Klasse von der vorhergehenden abgeleitet werden kann. Ob sie den Ausgangspunkt für die Pterypogenea bildet oder nur eine von ähnlichen Vorfahren abstammende parallele Reihe, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Palaeontologie bietet vorläufig keinen Anhaltspunkt.

IV. Klasse. **Pterygogenea** Brauer.

I. Unterklasse. Orthopteroidea m.

1 Ordnung. **Orthoptera** (Olivier) m.

1. Unterordnung. **Locustoidea** m.

(Locustidae, Gryllidae, Gryllotalpidae).

2. Unterordnung. **Acridioidea** m.

(*Acridiidae* s. l.)

Die *Locustoidea* reichen bis in die Carbonzeit zurück und sind durch Zwischenglieder mit Palaeodictyopteren verbunden; sie bilden den Ausgangspunkt für eine Reihe jüngerer Gruppen, von denen sich die vermutlich erst in der Kreidezeit (mit der Entstehung der Angiospermen zugleich) entstandenen Acridioiden am wenigsten von den Stammeltern entfernt haben.

2. Ordnung. **Phasmoidea** m.

Im oberen Jura findet sich eine jedenfalls wasserbewohnende Orthopteroidenform *(Chresmoda)*, welche ich als Zwischenglied zwischen Locustoiden und den Phasmoiden betrachten muß. Die Sprungbeine der Locustiden scheinen durch die veränderte Lebensweise rückgebildet worden zu sein. Interessant ist die Tatsache, daß es heute noch wasserbewohnende Phasmiden gibt, welche nicht jenes aberrante Aussehen haben, wie die meisten durch Anpassung an Zweige und Blätter (jedenfalls erst in der Tertiärzeit) so hoch spezialisierten Phasmiden.

3. Ordnung. **Dermaptera** (Degeer) Kirby.

Die Dermapteren werden von mehreren Autoren mit Unrecht als sehr ursprüngliche Formen betrachtet, ja von manchen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

geradezu als Ausgangspunkt für alle anderen Pterygogenen. Die außerordentlich hohe Spezialisierung der Flügel, der Cerci, des ganzen Hinterleibes und der Geschlechtsorgane in Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung lassen jedoch auf eine verhältnismäßig späte Entstehung der Gruppe schließen. Diese Ansicht wird nun auch durch die Paläontologie bestätigt, weil sich Dermapteren erst in tertiären Schichten finden. Es wird demnach kaum gelingen, die Dermapteren direkt von Paläodictyopteren abzuleiten und wir müssen daher unter den bereits in der mesozoischen Periode vorhandenen Gruppen Umschau halten, von denen wohl nur die *Blattoidea*, *Orthoptera* und *Phasmoidea* in Betracht kommen. Erstere scheinen mir wegen des verschiedenen Thoraxbaues und der damit verbundenen Stellung der Beine ausgeschlossen, so daß wir nur auf die *Orthoptera* s. str. und *Phasmoidea* angewisen sind, bei denen sich auch bereits ganz ähnliche Flügelbildungen finden. Daß die Sprungbeine der Rückbildung unterliegen, sehen wir ja bereits bei Grylliden, Gryllotalpiden und bei *Chresmoda*. Ob man nun die Forficuliden von tiefstehenden Phasmoiden oder von dem Stamme der *Locustoidea* parallel mit den Phasmoiden ableiten soll, muß erst entschieden werden.

4. Ordnung. **Diploglossata** Saussure.

Die einzige bisher bekannte Form dieser Gruppe ist in vielen Beziehungen, namentlich anatomisch, noch viel zu wenig untersucht und kann daher noch nicht mit den Dermapteren vereinigt werden, wie es Verhoeff vorschlägt. Sie kann sich ebensogut aus gryllidenähnlichen Formen entwickelt haben wie aus Dermapteren *(Hermimerus)*.

5. Ordnung. **Thysanoptera** Haliday.

1. Unterordnung. **Terebrantia.**

2. Unterordnung. **Tubulifera.**

Es wurde wiederholt der Versuch gemacht, die Thysanopteren wegen ihrer zum Saugen von Pflanzensäften eingerichteten Mundteile in Beziehung zu den Hemipteren zu bringen. Nun sind aber die Mundwerkzeuge nach einem ganz anderen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Typus gebaut, der sich ebensowenig von jenem der Hemipteren ableiten läßt als umgekehrt. Ihrer ganzen Organisation nach sind die Thysanopteren hochspezialisierte Formen und jedenfalls erst in später Zeit, als schon Angiospermen vorhanden waren, entstanden. Ihre Wurzel ist wie jene der Phasmoiden und Dermapteren bei den Orthopteren zu suchen und höchstwahrscheinlich direkt bei Locustoiden. Fossile Thysanopteren finden sich erst in der Tertiärzeit.

II. Unterklasse. Blattaeformia m.

1. Ordnung. **Mantoidea** m.

2. Ordnung. **Blattoidea** m.

Mantoiden und Blattoiden sind durch eine Reihe paläozoischer Formen miteinander und mit den Paläodictyopteren verbunden. Die erstgenannte Ordnung ist aus einer Formenreihe abzuleiten, welche sich weniger rasch von dem Paläodictyopterentypus entfernt hat und noch in der Permzeit vertreten war. Später erst entwickelten sich die Raubbeine. Die in vieler Beziehung stärker spezialisierten Blattoiden hatten sich bereits in typischer Ausbildung und großer Formenzahl in der Carbonzeit abgetrennt. Sie nehmen nach der Permzeit rapid an Zahl ab.

3. Ordnung. **Isoptera** Comstock.

Die Isopteren oder Termiten sind nach ihrer ganzen Organisation und auch als staatenbildende polymorphe Formen keineswegs geeignet, als Ausgangspunkt für andere Ordnungen angenommen zu werden und es beruhen alle diesbezüglich in neuerer Zeit gemachten Versuche auf groben Irrtümern. Die scheinbare Homonomie der Flügel ist wohl durch eine Rückbildung des Analfeldes entstanden und hat mit der echten Homonomie der Paläodictyopterenflügel nichts zu tun. Viele Paläodictyopteren wurden ursprünglich für Termiten gehalten, ebenso mehrere Locustiden und Neuropteren aus dem Jura, doch kommen echte Termiten erst im Bernstein vor. Nach meiner Ansicht sind die Termiten nichts als ein hoch spezialisierter junger Seitenzweig der Blattoiden, mit denen sie morpho-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

logisch in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Interessant ist, daß bei jungen Termiten ähnliche Erweiterungen des Prothorax vorkommen wie bei Blattiden, daß diese Gebilde aber später rückgebildet werden.

4. Ordnung. **Corrodentia** (Burmeister) m.

Gleich den Termiten sind auch die Prociden oder Corrodentien keine alte Gruppe, sondern jedenfalls ein durch Anpassung an ganz spezielle Lebensbedingungen (Flechtenfresser!) spät abgegliederter Zweig. Jedenfalls kann man weder die Termiten als Vorfahren der Prociden, noch diese als Vorfahren jener annehmen. Wahrscheinlich haben sie sich beide parallel und nahezu gleichzeitig aus verschiedenen Blattoidenformen entwickelt.

5. Ordnung. **Mallophaga** (Nitsch) m.

1. Unterordnung. **Amblycera.**

2. Unterordnung. **Ischnocera.**

Es unterliegt wohl kaum mehr einem Zweifel, daß die Mallophagen aus Psociden hervorgegangen sind, und zwar jedenfalls zu einer Zeit, als jene noch nicht einen so hohen Grad der Spezialisierung erreicht hatten. Ihre Entwicklung fällt jedenfalls mit jener der Vögel zusammen.

6. Ordnung. **Siphunculata** Meinert.

Die Pediculiden oder Siphunculaten unterscheiden sich von den Mallophagen eigentlich nur durch die stärkere Reduktion der drei Kieferpaare und das damit zusammenfallende Überwiegen von Hypopharynx und Epipharynx. Anatomie und Entwicklung bieten kaum Anhaltspunkte zu einer Trennung in höhere Gruppen, dafür aber eine Reihe von Beweisen für nahe Beziehungen, so daß ich die Pediculiden für Mallophagen halte, welche sich das Blutsaugen angewöhnt haben. Daß die Pediculiden nicht zu den Hemipteren gehören können, wo man sie allgemein unterbrachte, hat schon Meinert nachgewiesen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

III. Unterklasse. Hymenopteroidea m.

1. Ordnung. **Hymenoptera** L.

1. Unterordnung. **Symphyta** (Gerst.) m.

2. Unterordnung. **Apocrita** (Gerst.) m.

Die ersten fossilen Hymenopteren sind sirexähnliche Tiere und finden sich im oberen Jura. Ihre Flügel zeigen noch nicht jene vollkommene Entwicklung wie die unserer rezenten Formen, sie scheinen auch noch derber gewesen zu sein und man sieht außer den dicken Adern des Hymenopterenflügels auch noch eine Menge aderartiger Streifen, welche den höher entwickelten Hymenopteren verloren gegangen sind und welche ich daher als Rudimente eines früheren Geäders deuten möchte. Weder im Lias, noch in den tieferen Schichten wurden bisher irgendwelche Formen gefunden, welche einen Übergang zu den Paläodictyopteren andeuten würden und es bleibt uns daher nichts übrig, als entweder solche hypothetische Formen zu konstruieren oder einen Anschluß an andere Ordnungen zu versuchen, welche schon in den obengenannten älteren Perioden existierten. Man hat auch bereits Versuche in der letzteren Richtung gemacht und dabei von Panorpaten, Neuropteren oder Corrodentien etc. gesprochen, Formen, welche teils in vieler Beziehung bereits damals höher spezialisiert waren als die Hymenopteren, teils aber damals noch nicht existierten. Wenn überhaupt ein Anschluß an eine der heute noch existierenden Gruppen möglich ist, so sind dies nach meiner Ansicht nur die Blattoiden oder die Orthopteren, doch spricht die größere Wahrscheinlichkeit für erstere Ordnung, unter welcher sich auch rezente Formen finden, welche uns beweisen, daß aus einem Blattidengeäder ähnliche Bildungen hervorgehen können, wie wir sie bei den ersten Hymenopteren finden. Versuchen wir nun anderseits ein »Protohymenopteron« zu konstruieren, so dürfte sich immerhin auch eine Form ergeben, welche nicht wesentlich von Blattoiden abweicht. Die Erwerbung einer vollkommenen Metamorphose macht uns übrigens so manche scheinbar große Differenz zwischen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Hymenopteren und Blattoiden leichter verständlich, weil ja während der Puppenruhe der größte Teil des Individuums ganz neu aufgebaut wird. Die Larven der tiefstehenden Hymenopteren lassen sich leicht auf den primären Larventypus zurückführen. Jedenfalls hat sich die Kluft, welche durch divergente Entwicklung zwischen Hymenopteren und den anderen Gruppen entstand, so gewaltig ausgebildet, daß wir hier berechtigt sind, eine eigene Unterklasse anzunehmen.

IV. Unterklasse. Coleopteroidea m.

1. Ordnung. **Coleoptera** (L.) Degeer.

1. Unterordnung. **Adephaga.**

2. Unterordnung. **Polyphaga.**

Die ältesten bisher aufgefundenen Coleopteren gehören der unteren Trias an; von da an nehmen sie ebenso rapid an Formenzahl zu, wie die Blattoiden abnehmen. Übergänge zwischen Paläodictyopteren und Coleopteren sind nicht bekannt. Bei der Ableitung der Coleopteren bleibt uns infolge ihres frühen Auftretens nur die Wahl zwischen Paläodictyopteren, Orthopteren und Blattiden, weil alle anderen alten Gruppen aus morphologischen Gründen ausgeschlossen sind. Zu einer direkten Ableitung von Paläodictyopteren erscheinen mir die Coleopteren viel zu hoch spezialisiert und man müßte hier wieder eine Zwischenform voraussetzen, die jedenfalls, wie bei den Hymenopteren, sehr »blattoid« ausfallen würde. Tatsache ist, daß in keiner anderen Insektenordnung (abgesehen von Hemipteren) die Tendenz zur Bildung von Flügeldecken so stark entwickelt ist, wie bei Blattoiden (cf. *Euthyrrhapha* etc.), so daß man einen Unterschied hier kaum mehr konstatieren kann. Auffallend ist ferner die bei Käfern und namentlich bei älteren Formen sowie bei Larven stark hervortretende Neigung zu einer Vergrößerung und flachen Ausbreitung des Prothorax. Ich brauche hier nur an viele Carabiden, Silphiden, an Lampyris u. s. w. zu erinnern. Auffallend ist endlich auch die Übereinstimmung im Bau des Thorax und

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in der Stellung der Hüften. Nachdem sich alle morphologischen und anatomischen Charaktere der Coleopteren ohne Zwang von solchen der Blattoiden ableiten lassen, glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß auch die Coleopteren als stark divergierender Seitenzweig der Blattoiden zu betrachten sind, dem man aber, so wie den Hymenopteren, wohl den Rang einer Unterklasse einräumen kann.

2. Ordnung. **Strepsiptera** Kirby.

Obwohl diese durch parasitische Lebensweise in hohem Grade spezialisierte Gruppe noch keineswegs genügend untersucht ist, glaube ich doch annehmen zu können, daß die von den meisten Autoren angenommene Abstammung von Coleopteren den Tatsachen entspricht. Die Strepsipteren leben durchwegs parasitisch in hochentwickelten Hymenopterenformen, welche vor der Tertiärzeit noch nicht existierten; sie müssen also als ganz junge Gruppe betrachtet werden und können unmöglich als die Vorläufer der Coleopteren hingestellt werden, wie dies in neuester Zeit (von A. Porta) geschah.

V. Unterklasse. Embioidea m.

1. Ordnung. **Embiaria** m.

Die Embiden müssen wohl als eine im Aussterben begriffene Gruppe betrachtet werden, die ihrer durchaus ursprünglichen Organisation wegen von keiner anderen Ordnung als von Paläodictyopteren abgeleitet werden kann. Mit Corrodentien und Isopteren haben sie nach meiner Ansicht nichts gemein.

VI. Unterklasse. Perloidea m.

1. Ordnung. **Perlaria** m.

Gleich den Embiden muß ich auch die Perliden direkt von Paläodictyopteren ableiten. Der in letzter Zeit für diese Gruppe gebrauchte Name *Plecoptera* ist präokkupiert.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

VII. Unterklasse. Libelluloidea m.

1. Ordnung. **Odonata** Fabr.

Die Odonaten sind in ihrer heutigen Form bis zum Lias zu verfolgen und sind direkt aus den von Paläodictiopteren herzuleitenden Protodonaten der Carbon- und Permzeit hervorgegangen.

VIII. Unterklasse. Ephemeroidea m.

1. Ordnung. **Plectoptera** Pack.

Diese Gruppe findet sich schon im Jura durch Formen vertreten, welche einen Übergang zu den paläozoischen Protephemeriden darstellen; diese sind von den Paläodictyopteren nicht scharf zu trennen.

IX. Unterklasse. Neuropteroidea m.

1. Ordnung. **Megaloptera** (Latr.) m.

Die Megalopteren oder Sialiden können infolge der noch vorhandenen Cerci und der ursprünglicheren polypoden Larve mit ihren einfachen beißenden Mundteilen nicht von einer der zwei folgenden Ordnungen abgeleitet werden. Die ältesten Sialiden wurden in der Trias gefunden und sie schließen sich dem Geäder nach so eng an gewisse Formen der Paläodictyopteren, daß man an einer direkten Abstammung kaum zweifeln kann.

2. Ordnung. **Raphidioidea** m.

Durch den Mangel der Cerci und die Flügelbildung schließt sich diese Gruppe eng die folgende an, während sie wieder durch die einfachen beißenden Mundteile der Larve davon abweicht. Jedenfalls kann man die Raphidien nicht von Neuropteren (im engeren Sinne) ableiten, sondern vermutlich von eigenen Paläodictyopterenformen, welche mit denen der Sialoiden sehr nahe verwandt waren.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

3. Ordnung. **Neuroptera** (L.) m.

Dem Flügelgeäder nach ließen sich die Formen dieser Gruppe direkt von Paläodictyopteren ableiten, welche jedoch durch ihren Körperbau noch wesentlich tiefer standen, so daß es mir nötig erscheint, Zwischenformen anzunehmen, die sich in der Perm- und Triasformation finden müßten. Die Neuropteren selbst waren in der ganzen Juraperiode sehr reich entwickelt und durch riesige Formen vertreten. Jedenfalls dürften ihre Vorfahren mit jenen der Sialiden nahe verwandt gewesen sein.

X. Unterklasse. Panorpoidea m.

1. Ordnung. **Panorpata** Brauer.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Panorpaten nicht von der Neuropteroidenreihe abzuleiten sind, weil sie in vieler Beziehung ursprünglicher organisiert und in ganz anderer Richtung entwickelt erscheinen. Unter ihren nächsten Verwandten sind sie als die ältesten zu betrachten und tatsächlich schon zu Beginn der Juraperiode in der heutigen Form vorhanden. Unter den Paläodictyopteren gibt es eine Formenreihe, die Megasecopteriden, welche durch manche Eigenschaften lebhaft an Panorpaten erinnert, so daß ich es nicht für gewagt halte, hier einen Anschluß anzunehmen. Zwischenformen müßten in der Perm- und Triasformation zu finden sein.

2. Ordnung. **Phryganoidea** m.

Bereits in der Liasperiode finden sich zahlreiche Formen, welche wir als Phryganoiden bezeichnen können, obwohl sie sich von den gleichzeitig vorhandenen Panorpaten noch nicht so stark unterscheiden wie die rezenten Formen beider Gruppen. Der Name »Trichoptera« ist als präokkupiert besser aufzulassen.

3. Ordnung. **Lepidoptera** L.

Die nahen Beziehungen zwischen Lepidopteren und Phryganoiden wurden schon oft erörtert, so daß an einer wirklichen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Verwandtschaft kaum mehr gezweifelt wird. Die ältesten sicher als Lepidopteren zu deutenden Formen finden sich im oberen und mittleren Jura, also zu einer Zeit, in welcher bereits Panorpaten und Phryganoiden vorhanden waren aber ihr Aussehen gibt uns keine Handhabe zur Entscheidung der Abstammungsfrage. Nachdem, wie erwähnt, Panorpaten und Phryganoiden damals noch nicht sehr scharf geschieden waren, können wir uns wohl damit begnügen, die drei Ordnungen als Zweige eines Stammes aufzufassen.

4. Ordnung. **Diptera** L.

1. Unterordnung. **Orthorrhapha** Brauer.

2. Unterordnung. **Cyclorrhapha** Brauer.

Dipteren finden sich fossil gleichzeitig mit Panorpaten und alle mesozoischen Formen gehören der ersten Unterordnung an. Nachdem an der nahen Verwandtschaft der Dipteren und Panorpiden kaum zu zweifeln sein dürfte, glaube ich die erstere, in ihren Endgliedern so hoch spezialisierte Gruppe als alten, stark divergenten Seitenast der wenig und in gerader Richtung entwickelten Panorpiden bezeichnen zu können.

5. Ordnung. **Suctoria** Degeer.

Die Suctorien (oder Siphonapteren) bildeten bisher ein beliebtes Streitobjekt für die Phylogenetiker. Wiederholt hat man sie den Dipteren angereiht und fast ebenso oft wurden wieder Stimmen laut, welche für eine nähere Verwandtschaft mit Coleopteren eintraten. Es würde zu weit führen, hier alle in dem großen Streite angeführten Argumente zu besprechen und ich begnüge mich mit der Feststellung folgender Tatsachen:

Die Larve der Suctorien hat die größte Ähnlichkeit mit jener tiefstehender Orthorrhaphen, z. B. der Mycetophiliden. Die Stellung der Fühler hinter den Augen ist nicht abnorm,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

weil die Augen den Stirnaugen anderer Insekten entsprechen und nicht den Komplexaugen. Stirnaugen fehlen den höher entwickelten Coleopteren, von denen ausschließlich man die Flöhe ableiten könnte, sind dagegen bei den Dipteren gut entwickelt. Die getrennten Thoraxsegmente sind nicht maßgebend, weil diese Trennung offenbar eine sekundäre, durch den Verlust der Flügel bedingte Erscheinung ist. Übrigens haben ja die Coleopteren ebenso fest verbundenen Meso- und Metathorax wie die Dipteren. Die Reduktion des ersten Sterniten hängt mit der mächtigen Entwicklung des dritten Beinpaares zusammen und findet sich in den verschiedensten Entwicklungsreihen. Die panoistischen Ovarien sind nicht von den hochspezialisierten Typen, die wir bei Coleopteren finden, abzuleiten, dagegen viel eher von jenen tiefstehender Dipteren, wo der meroistische, polytrophe Typus noch kaum angedeutet ist. Die Segmentierung des Hinterleibes ist namentlich inbezug auf die letzten Glieder bei den Flöhen viel ursprünglicher als bei den Käfern und leicht an den Typus der Dipteren anzureihen, bei welchen die Cerci in ähnlicher Form erhalten sind. Die Fühler der Flöhe sind nicht, wie es Lameere behauptet, aus elf Gliedern zusammengesetzt, sondern aus mindestens zwölf. Es steht übrigens keineswegs fest, daß die Zahl von elf Gliedern als typisch für die Coleopteren aufzufassen ist.

Wenn wir alle diese Momente in Betracht ziehen, so kommen wir zu dem Resultate, daß die Suctorien mindestens ebensogut von Dipteren abstammen können wie von Coleopteren. Wenn wir sie von Coleopteroiden ableiten wollten, so müßten wir weit zurückgehen in die Permformation, in welcher aber die Grundbedingung für die Existenz der Flöhe — die Säugetiere — noch nicht vorhanden waren. Leiten wir sie von Dipteren ab, so brauchen wir nur höchstens in den Schluß des Mesozoicums hinabzusteigen, wo bereits Säugetiere vorhanden waren. Bemerkenswert ist wohl auch, daß in den verschiedensten Gruppen der Dipteren blutsaugende Formen auftreten, namentlich aber unter den tiefstehenden Gruppen und daß sich endlich die Mundteile der Flöhe viel leichter von jenen der Dipteren ableiten lassen als von jenen der Käfer.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

XI. Unterklasse. **Hemipteroidea** m.

1. Ordnung. **Hemiptera** (L.) m.

1. Unterordnung. **Gymnocerata** (Fieb.) m.

2. Unterordnung. **Cryptocerata** (Fieb.) m.

2. Ordnung. **Homoptera** (Leach) m.

1. Unterordnung. **Auchenorhyncha** (Dum) m.

2. Unterordnung. **Psylloidea** m.

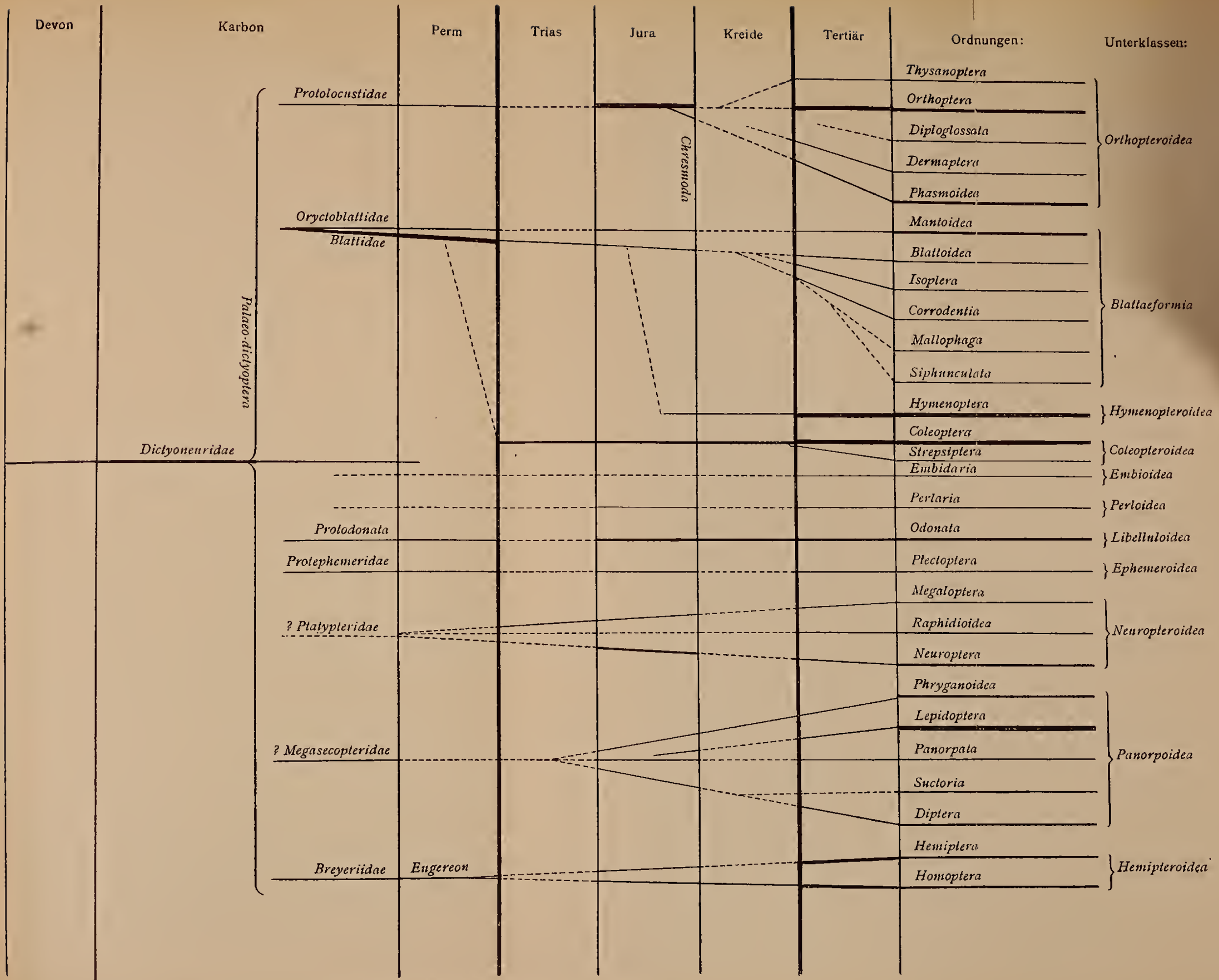
3. Unterordnung. **Aleurodoidea** m.

4. Unterordnung. **Aphidoidea** m.

5. Unterordnung. **Coccoidea** m.

Hemiptera und Homoptera sind durch permische Zwischenformen verbunden und leiten sich durch Vermittlung des Eugereon von Paläodictyopteren ab.

Schematisch läßt sich die Gliederung des Pterygogenenstammes etwa in nachstehender Weise darstellen (siehe Stammbaum).

Ich kann meine Ausführungen nicht schließen, ohne mit Freude und Genugtuung hervorzuheben, daß von allen gebräuchlichen Insektensystemen jenes, welches mein verehrter Lehrer, Hofrat Brauer, vor 18 Jahren der hohen Akademie vorgelegt hat, dem obenstehenden Systeme am nächsten kommt, so daß viele damals ausgesprochene Ansichten durch meine Arbeit neuerdings bestätigt werden.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at